



1. Bourgeon de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) débarrassé de ses écailles protectrices. Le méristème apical en position sommitale est bien visible (x 50).  
*Douglas fir (Pseudotsuga menziesii) bud cleared from its protecting scales. The apical meristem at the top is easily visible (x 50).*

## MÉRISTÈMES, VIEILLISSEMENT ET CLONAGE D'ARBRES FORESTIERS

O. MONTEUUIS

*Class. Oxford 174.7 : 165*

### SOMMAIRE

<i>Résumé</i> . . . . .	8
<i>Summary</i> . . . . .	8
<i>Zusammenfassung</i> . . . . .	8
<b>1. introduction</b> . . . . .	10
11 - clonage et amélioration génétique des arbres forestiers . . . . .	10
12 - caractéristiques du matériel végétal susceptibles d'influer sur son aptitude au clonage conforme . . . . .	11
<b>2. les méristèmes primaires et leurs rôles déterminants pour le clonage conforme</b> . . . . .	14
21 - notion de méristème primaire . . . . .	14
22 - méristèmes primaires et régénération végétative . . . . .	19
<b>3. considérations sur les différents aspects du vieillissement des végétaux ligneux</b> . . . . .	20
31 - le vieillissement chronologique . . . . .	20
32 - le vieillissement ontogénétique . . . . .	20
33 - le vieillissement physiologique . . . . .	21
<b>4. vieillissement et clonage conforme : limites et promesses des méristèmes primaires</b> . . . . .	26
41 - observations concrètes . . . . .	26
42 - essai d'interprétation . . . . .	28
<b>5. conclusions et perspectives</b> . . . . .	32
Bibliographie . . . . .	33

## RÉSUMÉ

Titre : « Méristèmes, vieillissement et clonage d'arbres forestiers ».

Le processus de vieillissement est un phénomène naturel qui affecte les végétaux arborescents au cours du temps, à travers les phases successives de leur développement ontogénétique à partir de la graine. Une de ses conséquences majeures demeure le déclin, voire la perte, de l'aptitude au clonage lorsque les arbres atteignent un âge correspondant à la taille minimale requise pour une évaluation fiable de leurs potentialités. Les méristèmes apicaux caulinaires, du fait de leurs fonctions morphogénétiques, exercent, bien évidemment, un rôle déterminant vis-à-vis du vieillissement ontogénétique tel qu'on le conçoit classiquement. Néanmoins, certains indices suggèrent d'accorder aux aspects physiologiques une importance prépondérante dans les phénomènes de « changements de phase » et leurs évolutions spatio-temporelles. Plus explicitement, plusieurs observations convergentes traduisent que les potentialités juvéniles de méristèmes apicaux, qui s'expriment avec le maximum d'intensité lors de chaque débourrement, deviennent d'autant plus circonscrites dans l'espace et dans le temps que l'architecture de l'arbre se complique au cours de son développement. La prise en considération de ce schéma réitératif et évolutif du phénomène de changement de phase au niveau des extrémités végétatives caulinaires peut s'avérer très profitable dans la perspective du clonage d'arbres sélectionnés âgés. Conjointement, le récent développement de techniques d'analyses biochimiques performantes constitue une opportunité très prometteuse pour progresser dans la connaissance du phénomène du vieillissement, et, par corollaire, des possibilités de rajeunissement.

## SUMMARY

Title of the article: "Meristems, ageing and cloning of forest trees".

The maturation process is a natural phenomenon which affects arborescent species according to their ontogenetic development from seed. One of its major consequences is the decrease, or even the loss, of ability for cloning as trees reach an age corresponding to a suitable size for a reliable evaluation of their potential. It is clear that shoot apical meristems, through their morphogenetic functions, play a key role in ontogenetic ageing. Nevertheless, current advances also suggest a fundamental importance for the physiological aspects of phase change and their connected space-time variations. A number of studies suggest that a juvenile phase, with maximal intensity corresponding to the onset of each shoot flush, exists in apical meristems, this particular stage becoming more and more space-time reduced as tree architecture increases in complexity. Understanding of this reiterative pattern of meristem phase change should enhance prospects for successfully cloning mature tree. New developments in biochemical investigations offer promise of further progress in maturation process studies from a basis as well as from a practical point of view.

## ZUSAMMENFASSUNG

Titel des Artikels : « Meristeme und Klonvermehrung von Waldbäumen ».

Der Alterungsprozess ist ein natürliches Ereignis, welchem die Bäume im Laufe ihrer verschiedenen ontogenetischen Entwicklungsphasen vom Samen an unterliegen. Eine der bedeutendsten Konsequenzen des Alterns bleibt der Rückgang, oder sogar der Verlust, der Klonvermehrungsfähigkeit, wenn die Bäume das Alter und somit die Grösse erreichen, in dem ihre Potentialität sicher bewertet werden kann.

Natürlich spielen die Sprossspitzen-Meristeme durch ihre morphogenetische Funktion bei dem ontogenetischen Altern eine bedeutende Rolle. Jedoch weisen gewisse Kennzeichen darauf hin, dass die physiologischen Aspekte in den Entwicklungsphasen und deren raumzeitlicher Evolution eine massgebliche Stellung einnehmen. Es wurde verschiedentlich beobachtet, dass die jugendliche Potentialität der Spitzenmeristeme, die sich bei jedem Knospenaustrieb höchst intensiv ausdrückt, im Laufe der architekturellen Entwicklung des Baumes zeiträumlich abnimmt. Dieses sich wiederholende und evolutive Phänomenen der Phasenentwicklung in Hinsicht auf die kaulinären vegetativen Spitzen kann sich bei der Klonvermehrung von murenen selektierten Bäumen sehr vorteilhaft erweisen.

Ausserdem könnten die neuesten Erkenntnisse in der Technik leistungsfähiger biochemischer Analysen zur besseren Kenntnis des Alterungsprozesses und demzufolge zu neuen Möglichkeiten in der Verjüngung beitragen.



1b. Bourgeon d'épicéa (*Picea abies*) débarrassé de ses écailles protectrices. Le méristème apical en position sommitale est bien visible. Norway spruce (*Picea abies*) bud cleared from its protecting scales. The apical meristem at the top is easily visible.

## 1. introduction

### 11 - CLONAGE ET AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DES ARBRES FORESTIERS

Dans le contexte de l'amélioration génétique des arbres forestiers, l'intérêt suscité par le clonage, ou plus généralement par la multiplication végétative, se conçoit au niveau des recherches de génétique forestière et des opérations de reboisement développées en aval (Zobel et Talbert, 1984 ; Kremer, 1986).

Fondamentalement, la supériorité de la propagation végétative constatée dans certains cas par rapport à la voie sexuée ou générative (Martin, 1976) réside dans le fait de multiplier des individus sans modifier en quoi que ce soit les caractéristiques génétiques de la tête de clone originelle, en tirant donc profit simultanément des composantes « additives », « non additives » et de « l'effet maternel » (Kremer, 1986). Cet aspect revêt une importance toute particulière pour les espèces arborescentes chez lesquelles la plupart des caractères majeurs sont sous contrôles polygéniques (Zobel et Talbert, 1984), impliquant des combinaisons et des interactions entre les différents gènes concernés — effets « non additifs » —.

Pour le généticien ou le physiologiste, l'opportunité de pouvoir disposer de lots d'individus génétiquement identiques constitue un atout considérable, permettant d'améliorer la sélection sur des bases génétiques mieux perçues, du fait notamment d'une meilleure estimation de l'influence perturbatrice de l'environnement — la composante « milieu » du phénotype — (Kleinschmit, 1983). Cet aspect, et d'autres avantages inhérents à la multiplication végétative en ce qui concerne les études de génétique et de physiologie des arbres, ont été développés dans plusieurs articles fort instructifs (Burdon et Shelbourne, 1974; Libby, 1974; Burdon, 1982; Libby et Rauter, 1984).

Plus concrètement, la transposition des techniques de bouturage horticole à la foresterie est à l'origine de la sylviculture clonale qui, appliquée à bon escient (Martin, 1976; Kleinschmit, 1983), améliore considérablement la productivité et la qualité des reboisements (Martin, 1987).

Plusieurs essences implantées dans divers pays du globe se prêtent à cette forme de sylviculture particulièrement avantageuse sous certaines conditions, et pour cette raison actuellement en plein essor. Les exemples de l'eucalyptus au Congo et au Brésil (Martin, 1987), du cryptoméria au Japon (Toda, 1974), de l'épicéa (Kleinschmit, 1974) et du peuplier (Barnéoud et al., 1982) sous nos climats, sont de ce point de vue tout à fait éloquent.

### 12 - CARACTÉRISTIQUES DU MATÉRIEL VÉGÉTAL SUSCEPTIBLES D'INFLUER SUR SON APTITUDE AU CLONAGE CONFORME

Néanmoins, en dépit de leur conformité génétique, les représentants d'un même clone extériorisent parfois des dissemblances plus ou moins marquées, du point de vue du port notamment, regroupées sous la terminologie consacrée de variabilité intra-clonale (Martin, 1976; Zobel et Talbert, 1984). Cette hétérogénéité, qui traduit autant de divergences par rapport au clonage conforme recherché, reflète des insuffisances d'aptitude à la multiplication végétative du matériel considéré imputables aux facteurs suivants :

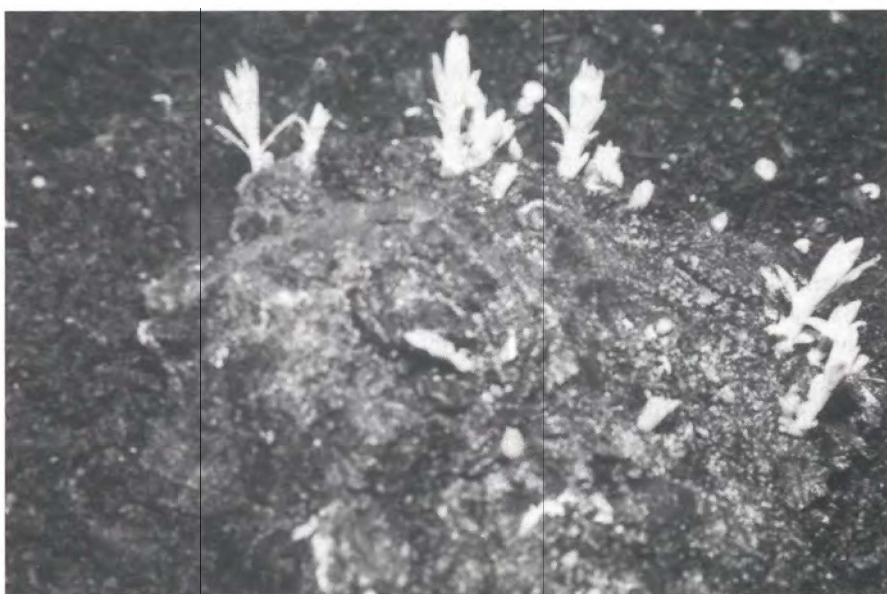
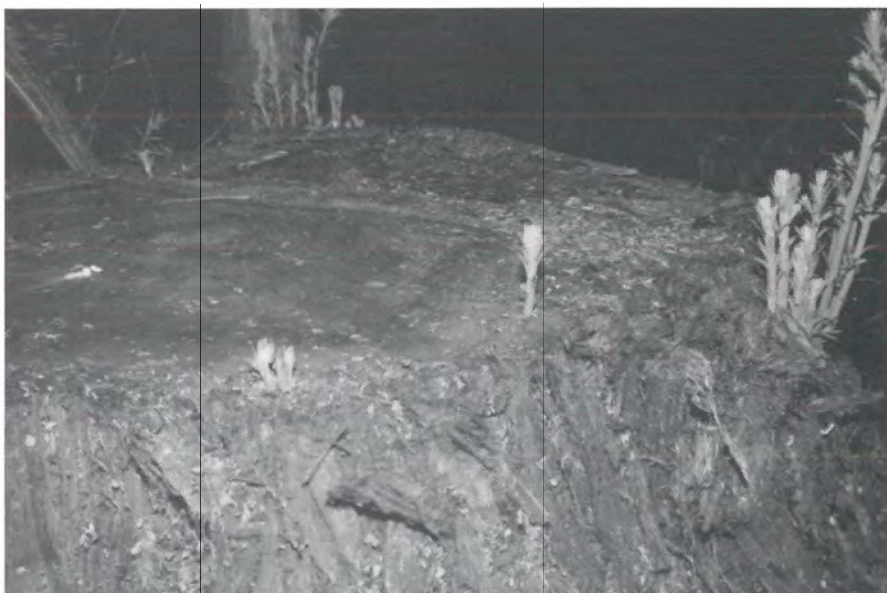
#### • identité taxonomique et génétique de la tête de clone

Il est bien connu que certaines essences se bouturent beaucoup plus aisément que d'autres; il s'agit généralement des plantes qui rejettent de souche (Franclet, 1978) — cas des *Populus* sp., des *Eucalyptus* sp., des *Cryptomeria japonica* et des *Sequoia sempervirens*. D'autre part, à l'intérieur d'une même espèce, des individus génétiquement dissemblables sont susceptibles d'exprimer des facultés de clonage différentes (Durzan, 1984; Morgenstern et al., 1984; Monteuis et Bailly, 1987), à l'origine de la variabilité interclonale.

#### • état physiologique

Cet élément peut jouer un rôle déterminant quant à l'aptitude au clonage conforme (Hartmann et Kester, 1975; Rauter, 1983; Durzan, 1984). Difficile à définir explicitement et à contrôler pour certaines espèces, il doit être considéré comme la résultante de diverses composantes du métabolisme endogène — trophiques, hormonales... — très vraisemblables influencées par les effets variables de facteurs exogènes — caractéristiques climatiques et pédologiques — (Rauter, 1983 ; Durzan, 1984) et susceptibles de déterminer un « état de compétence à la multiplication végétative » (Nozeran, 1978) du matériel concerné. La prise en considération de ces divers paramètres et de leurs interactions explique les variations d'état physiologique dans le temps (Tran Thanh Van, 1981 ; Morgenstern et al., 1984) et au sein même des individus (Jay-Allemand, 1985; Verschoore-Martouzet, 1985), ce que Nozeran (1978) traduit par le terme de « parcellisation » et dont dépend notamment l'évolution des points végétatifs caulinaires édificateurs (Buvat, 1955 ; Robbins, 1957; Romberger, 1963). Cette hétérogénéité physiologique, sans sous-estimer son incidence au niveau de la variabilité intraclonale, se reflète chez certaines espèces par l'existence d'un gradient de potentialités morphogènes lié à la proximité de l'appareil racinaire (Kazarjan, 1969 ; Hartmann et Kester, 1975; Borchert, 1976; Heuser, 1976; Hackett, 1983).





2. Exemples de la remarquable aptitude spécifique à rejeter de *Sequoia sempervirens*.

*Illustration of the remarkable specific sprouting ability of Sequoia sempervirens.*

- *processus de vieillissement, ou de maturation, en relation avec le développement ontogénique du végétal au cours du temps* (Borchert, 1976)

De nombreux travaux, relatifs notamment au bourgeonnement adventif et à l'embryogenèse somatique (David et Thomas, 1979; Lelu et al., 1987), traduisent que les capacités de régénération végétative sont d'autant plus élevées que le matériel cultivé est jeune, l'aptitude à l'organogenèse adventive s'estompant généralement avec l'âge chronologique croissant (Franclet, 1977; Nozeran, 1980; Bonga, 1982; David et al., 1983). Cette influence négative du vieillissement sur le clonage, unanimement perçue (Hartmann et Kester, 1975; Martin, 1976; Bonga, 1982; Rauter, 1983) a suscité des interprétations et des prises de position aussi nombreuses que variées, dont certaines seront discutées ultérieurement.

D'un point de vue plus appliqué, nous retiendrons l'impact du phénomène de maturation auquel sont confrontés les artisans de la sylviculture clonale (Franclet, 1983), dans la mesure où le caractère aléatoire de certaines sélections précoces — absence de bonnes corrélations jeune-adulte pour les critères concernés (Kremer, 1986) — incite à sélectionner des génotypes suffisamment âgés pour avoir exprimé certaines de leurs potentialités, à l'issue de tests clonaux multistationnels notamment. Cette situation explique les motivations suscitées par les possibilités de «rajeunissement» (1) de matériels sélectionnés matures (Franclet, 1981, 1983), afin qu'ils recouvrent leurs propriétés juvéniles originelles, surtout en ce qui concerne l'aptitude à la régénération végétative en vue du clonage conforme; ces aspects impliquent très directement, à travers leurs capacités organogènes, les méristèmes primaires, comme il peut être utile de le rappeler.

•

(1) Le terme «rajeunissement» est présentement défini par la réacquisition de certaines caractéristiques — organogénétiques, morphologiques, anatomiques, physiologiques, etc... (voir Franclet, 1983) — des formes juvéniles. Il paraît inutile d'insister sur le caractère général et relatif à cette définition qui ne renseigne pas, en l'absence d'informations supplémentaires, sur la stabilité dans le temps des éventuelles réversions observées.

## 2. les méristèmes primaires et leurs rôles déterminants pour le clonage conforme

### 21 - NOTION DE MÉRISTÈME PRIMAIRE

Les différentes phases successives du développement morphologique et architectural de la partie caulinare d'une plante à partir d'une graine, résultent de l'activité organogène acropète d'un petit massif de cellules méristématiques situé en position apicale : le méristème primaire — ou point végétatif — caulinare. Ces organes végétatifs minuscules (voir Kozlowski, 1971), susceptibles d'évoluer en organes reproducteurs, ont été particulièrement étudiés ou décrits de façon détaillée du point de vue de leurs aspects infrastructuraux et morphologiques (Clowes, 1961; Romberger, 1963; Nougarede, 1965). La synthèse des observations effectuées dénote une hétérogénéité cytologique et physiologique indéniable, bien que l'organisation cytohistologique des méristèmes d'Angiospermes et de Gymnospermes puisse différer (Camefort, 1956; Gifford et Corson, 1971, voir figure n° 1). Les points végétatifs se singularisent par une activité mitotique élevée théoriquement capable d'assurer, par le jeu des mitoses anticlines et péricleines, une croissance indéfinie et éventuellement l'aptitude à la totipotence (Margara, 1982). Ces propriétés capitales reviennent à considérer le méristème primaire comme le centre générateur de l'évolution morphogénétique du végétal dans le cadre de l'accomplissement du programme ontogénique. Les phénomènes de mérése et d'auxèse liés aux processus d'organogenèse acropète et de différenciation basipète permettent l'allongement des tiges en maintenant constamment le méristème végétatif édificateur en position sommitale. L'activité organogène du méristème apical s'étend également à la zone périaxiale, le point végétatif étant à l'origine de la formation des feuilles — phyllogenèse —, à travers les phases successives d'induction, initiation — initium — et d'expression — primordium, ébauche, jeune feuille, feuille adulte —, tout en déterminant leur positionnement les uns par rapport aux autres conformément au régime phyllotaxique spécifique. Très fréquemment, ces feuilles abritent à leur aisselle un bourgeon axillaire renfermant un méristème de même âge ontogénique, virtuellement capable, à l'image du méristème initial dont il est issu, de générer une pousse qui contribue à l'édification de l'architecture de l'arbre. En considérant le problème en termes d'antériorité événementielle, et en remontant de façon récurrente la chronologie du déroulement de l'ontogenèse à travers les séquences morphogénétiques successives, il apparaît que l'ensemble des éléments constitutifs d'une plante et même d'un clone — avec leurs diverses caractéristiques — proviennent du seul et unique méristème originel situé au pôle apical de l'embryon. Cette filiation ontogénétique mérite d'être considérée dans toute sa signification.

FIGURE N° 1  
Interprétations schématisées de l'organisation infrastructurale  
de points végétatifs caulinares  
Schematic interpretation of the infrastructural organization  
in vegetative shoot apices

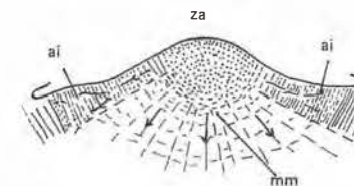


figure 1a : *Ginkgo biloba* (d'après Camefort, 1950; cité par Buvat, 1955)  
za : zone apicale inactive;  
mm : méristème médullaire  
ai : anneau initial.

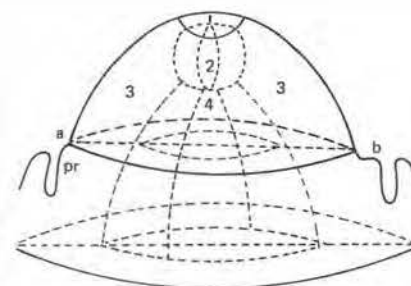


figure 1b : *Abies concolor* (d'après Parke, 1959; cité par Gifford et Corson, 1971).

1. apical initials;
2. subterminal mother cells;
3. peripheral zone;
4. zone of central tissue

Le plan *ab* représente la limite basale théorique du dôme méristématique; *pr* est le premier primordium foliaire visible.

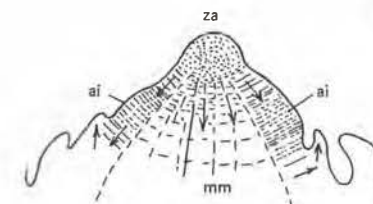


figure 1c : *Picea abies* (d'après Camefort, 1950; cité par Buvat, 1955)  
- même légendes que fig. 1 a.

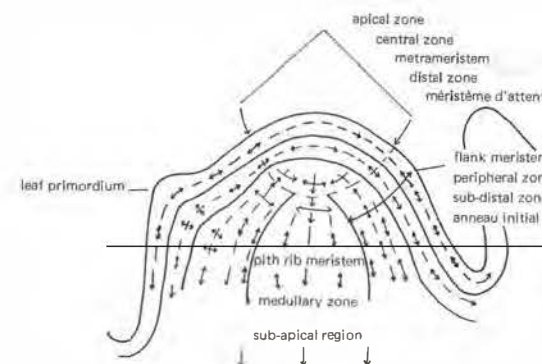
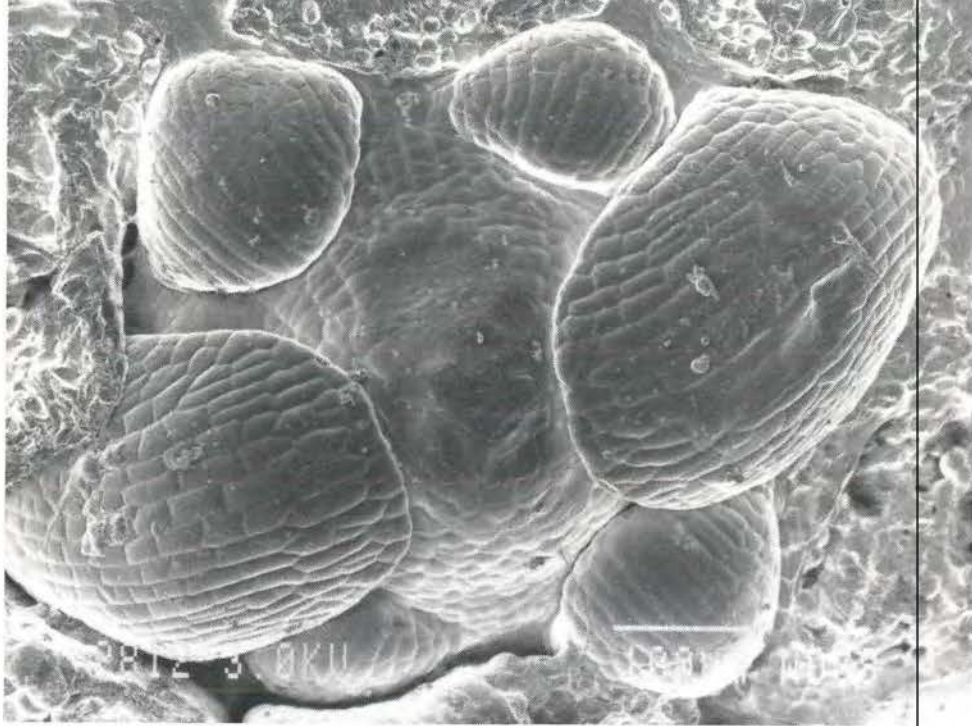
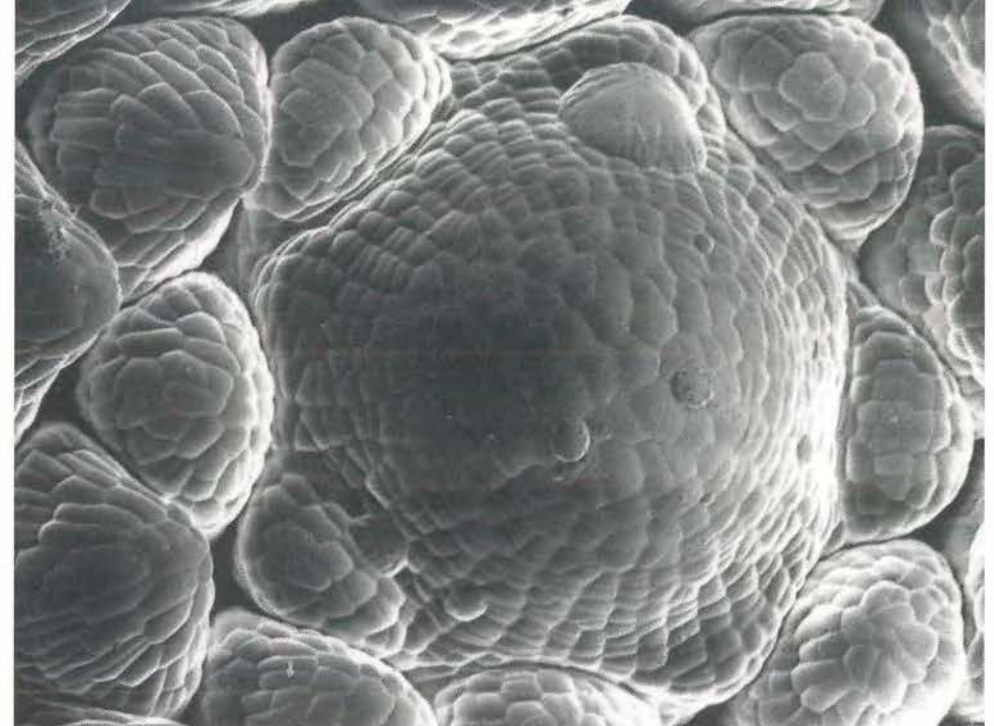


figure 1d : Dicotylédone "modèle"  
(d'après Gifford et Corson, 1971)  
T : tunica; C : corpus.

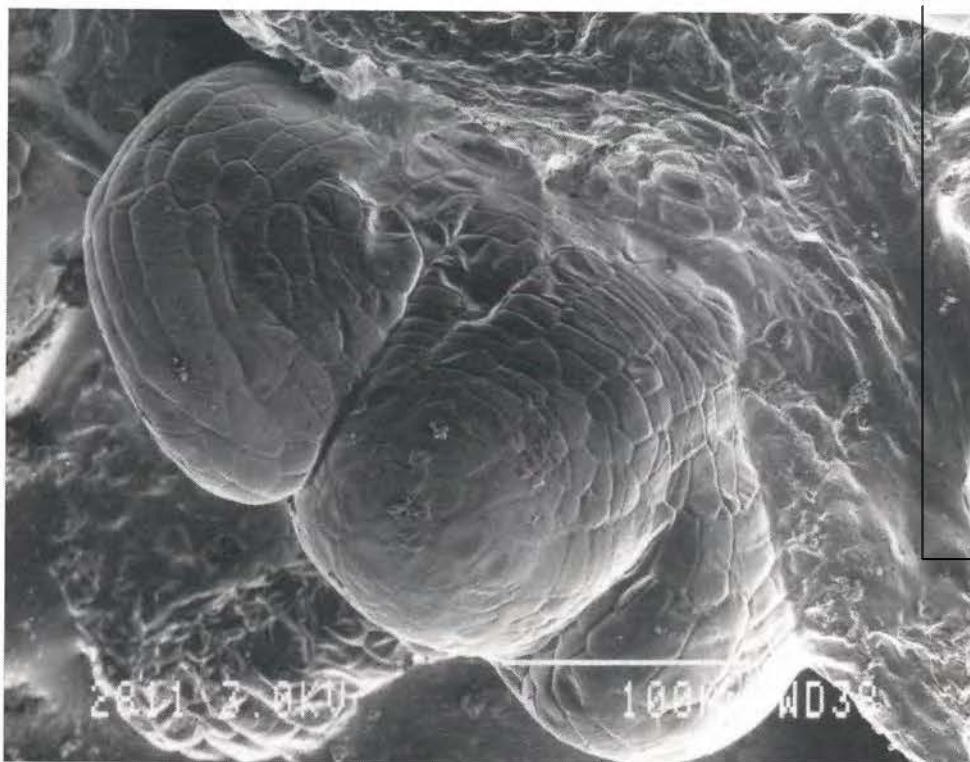




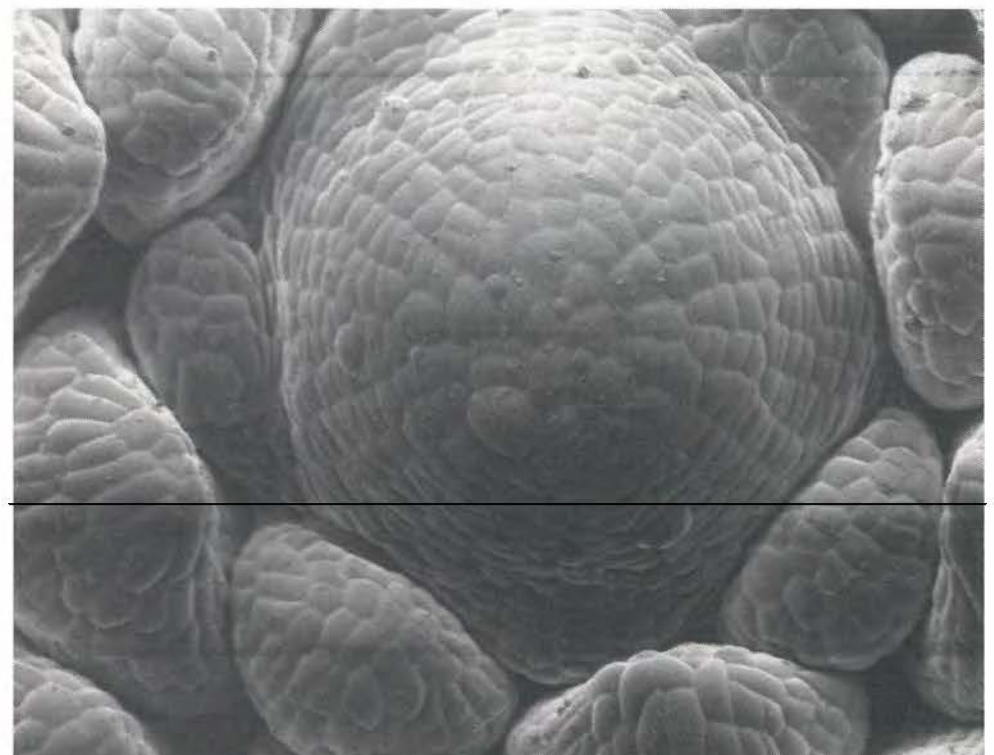
3. Méristème terminal d'auxiblaste de pin maritime (*Pinus pinaster*) (x 170).  
*Auxiblast apical meristem of Pinus pinaster (x 170)*



5. Méristème de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) entouré de primordia et d'ébauches foliaires (x 220).  
*Meristem of Douglas fir (Pseudotsuga menziesii) surrounded by leaf primordia and leaflets (x 220).*



4. Méristème interfasciculaire (brachyblast) de pin maritime entouré des deux ébauches de pseudophylles (x 300).  
*Interfascicular (brachyblast) meristem of Pinus pinaster surrounded by two newly formed pseudophylls (x 300).*



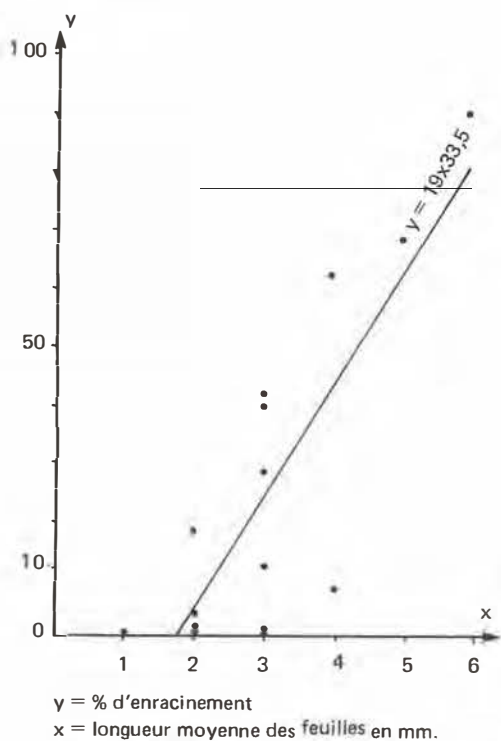
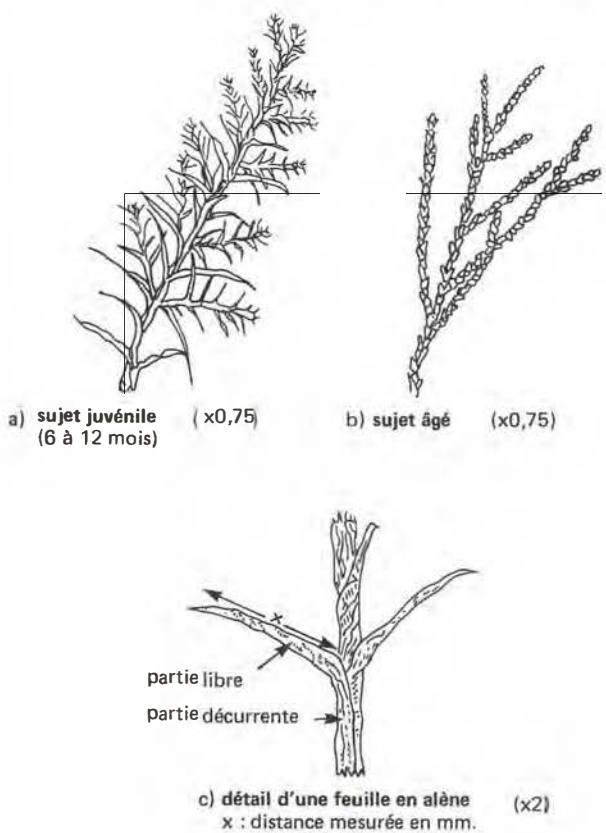
6. Méristème d'épicéa (*Picea abies*) entouré de primordia et d'ébauches foliaires (x 230).  
*Meristem of Norway spruce (Picea abies) surrounded by leaf primordia and leaflets (x 230).*



FIGURE N° 2

*Dimorphisme foliaire en fonction de l'âge chez Sequoiadendron giganteum, et relation avec l'aptitude à la rhizogenèse adventive (extrait de Monteuis, 1985)*

*Foliar dimorphism related to the age in Sequoiadendron giganteum, and relationship with the ability for adventitious rooting (drawn from Monteuis, 1985)*



## 22 - MÉRISTÈMES PRIMAIRES RECÉNERATION VÉGÉTATIVE

De la même façon, le rôle des méristèmes primaires sur l'aptitude à la régénération végétative à travers les caractéristiques des différentes composantes structurales de l'appareil caulinair sollicitées mérite d'être considéré. En effet, les premiers organes formés par le point végétatif, tels que l'hypocotyle, les cotylédons, l'épicotyle et les feuilles primordiales, caractéristiques des premières phases de l'ontogenèse, sont réputés être beaucoup plus réactifs pour la néoformation de bourgeons adventifs que les structures végétatives homologues — feuilles — correspondant à des stades ontogéniques ultérieurs.

L'incidence des méristèmes sur la multiplication végétative se ressent également bien après les premières phases de l'ontogenèse. En effet, il est établi qu'il existe une corrélation entre la morphologie foliaire — déterminée par le méristème — et l'aptitude à la rhizogenèse adventive (figure n° 2) : les ramets à feuillage de type juvénile se bouturent généralement beaucoup plus aisément que ceux d'aspect plus âgé (Monteuuis, 1985; Monteuis et Bailly, 1987). Cette constatation est aisément vérifiable dans le cas des espèces à dimorphisme foliaire contrasté entre formes de jeunesse et formes âgées, le cas extrême de ce contraste morphologique étant l'hétéroblastie (Schaffalitzky de Muckadell, 1959; Doorenbos, 1965).

Par ailleurs, les nombreux méristèmes axillaires formés à l'aisselle des feuilles par le méristème principal axial lors de l'organogenèse acropète peuvent, dans certains cas, demeurer pendant de longues périodes en repos végétatif au sein de bourgeons proventifs, jusqu'à leur « réveil » organogène. Ces sources organogènes momentanément figées sont susceptibles d'évoluer ultérieurement pour engendrer des ligno-tubers — rencontrés chez certains eucalyptus —, des sphaeroblastes, ou autres pousses épiphytiques qui se singularisent par la persistance d'un certain état juvénile originel mémorisé, intéressant dans l'optique de la régénération végétative (Doorenbos, 1965; Fink, 1986).

Le méristème primaire intervient donc au niveau des caractéristiques des divers éléments constitutifs de la plante au cours de son développement, mais semble également jouer un rôle prépondérant au niveau du mouvement morphogénétique d'ensemble déterminant, selon les cas, un port orthotrope, plagiotrope, voire diagéotrope (Nozeran, 1980, 1986).

L'ensemble de ces différents arguments confère aux méristèmes primaires caulinaires un rôle de première importance vis-à-vis du clonage conforme, en tenant compte des phénomènes de vieillissement du matériel végétal.

•

### 3. considérations sur les différents aspects du vieillissement des végétaux ligneux

Plusieurs auteurs ont exprimé la nécessité de distinguer le vieillissement chronologique, le vieillissement ontogénétique et le vieillissement physiologique (Fortanier et Jonkers, 1976; Chaperon, 1979).

#### 31 - LE VIEILLISSEMENT CHRONOLOGIQUE

Le vieillissement chronologique s'exprime en termes d'âge chronologique appliqué à l'échelle de la plante entière. L'origine temporelle adoptée correspond généralement à la germination (Fortanier et Jonkers, 1976). Ce stade marque en effet le commencement du développement spatial, au fil du temps, d'un système architectural de plus en plus élaboré dont les caractéristiques sous contrôle génomique sont susceptibles d'être influencées par des facteurs de pression exogènes : l'effet milieu (Halle et Oldeman, 1970).

Si l'âge chronologique permet de renseigner globalement pour une espèce sur l'achèvement de la phase juvénile déterminée pour beaucoup d'auteurs par l'apparition des organes reproducteurs (Wareing, 1959; Chajlakhyan et al., 1974; Hackett, 1983, 1987), la valeur de ces données n'en demeure pas moins relative quant aux réelles potentialités à la multiplication végétative des ortets considérés. En effet, l'hétérogénéité qui s'instaure au sein du végétal lors de sa croissance au cours du temps (Kozlowski, 1971; Chajlakhyan et al., 1974; Borchert, 1976), entraînant une zonation ou « parcelisation » intra-individu quant à l'aptitude au clonage illustrée par la notion de « topoclones » (Franclet, 1981; Verschoore-Martouzet, 1985), n'est pas prise en compte. Cette lacune a été dénoncée notamment par Passecker (1947) à propos du gradient de l'aptitude à la régénération végétative lié à la proximité de l'appareil racinaire déjà évoqué (Doorenbos, 1965; Kazarjan, 1969; Leopold et Kriedemann, 1975; Borchert, 1976; Bonga, 1982; Nozeran et al., 1982).

#### 32 - LE VIEILLISSEMENT ONTOGÉNÉTIQUE

Le vieillissement ontogénétique se définit par rapport à l'apparition des phases successives de l'ontogenèse. Ce système de référence repose donc essentiellement sur des indices ontogéniques ou morphologiques (Paton et al., 1970; Paton, 1983; Hackett, 1987) qui correspondent à un certain stade de l'édification de l'architecture du végétal (Durzan, 1984) et permettent de s'intéresser aussi bien à l'ensemble de la plante qu'à ses portions constitutives. Cet aspect prend toute son importance dans le cas de traitements et de manipulations de matériel végétal — tailles, recépages,

cultures de fragments végétatifs isolés — (Franclet, 1977; Jay-Allemand, 1985) qui retardent artificiellement le développement ontogénétique par rapport à l'âge chronologique. L'expression du vieillissement ontogénétique apparaît surtout dans le cas des plantes hétéroblastiques ou à dimorphisme foliaire contrasté entre la phase juvénile et la phase mature (Schaffalitzky de Muckadell, 1959; Kozlowski, 1971), en reconnaissant à la morphologie foliaire sa valeur d'indice de l'état de maturité (Rohmeder, 1957; Schaffalitzky de Muckadell, 1959; Doorenbos, 1965; Chajlakhyan et al., 1974). Les travaux de Paton et al. (1970), Paton (1983) et Hackett (1987), notamment, s'inscrivent dans cette optique et créditent l'usage de l'âge ontogénétique comme référence pour traduire les effets des phénomènes de maturation sur l'aptitude à la multiplication végétative, en l'occurrence la rhizogenèse adventive.

Il paraît tout à fait logique et pertinent de voir à travers le vieillissement ontogénétique et son expression éventuelle au niveau morphologique — hétérophyllie — le reflet d'un processus de maturation qui affecte, au cours de l'ontogenèse, les méristèmes édificateurs et générateurs des structures caulinaires observées (Robinson et Wareing, 1969; Libby, 1974; Fortanier et Jonkers, 1976; Hood et Libby, 1978). Cet aspect a été notamment dénoncé et développé par Schaffalitzky et Muckadell (1959).

Sur *Sequoiadendron giganteum* (Monteuuis, 1988), nous avons pu mettre en évidence un effet de l'âge du matériel sur la conformation du méristème (Monteuuis, 1987a; figure n° 3 et photos n° 7), ainsi que sur ses composantes cytomorphologiques. Cette influence de l'âge se ressent également au niveau morphologique et histologique sur les produits de l'activité organogène du méristème que sont les feuilles (Monteuuis, 1988).

L'ensemble de ces résultats expérimentaux abonde dans le sens du vieillissement ontogénétique des méristèmes (Romberger, 1976), sans sous-estimer les effets de l'état physiologique présumé des structures concernées.

#### 33 - LE VIEILLISSEMENT PHYSIOLOGIQUE

La nécessité de considérer l'aspect physiologique des phénomènes de vieillissement a été perçue et développée notamment par Robbins (1957), Doorenbos (1965) et Borchert (1976) qui introduisirent la notion « d'âge physiologique », reprise ultérieurement par de nombreux spécialistes (Nozeran et Rossignol-Bancilhon, 1977; Mott, 1981;...), pour interpréter la « parcelisation » intra-individu (Nozeran, 1978). Ainsi l'âge physiologique, variable selon les secteurs du complexe architectural arborescent considéré (Fortanier et Jonkers, 1976; Romberger, 1976; Nozeran, 1978), conditionnerait nombre de manifestations du vieillissement, telles que la mise à fleurs, la modification de la morphologie foliaire, la variation de la croissance, la diminution de l'aptitude à la rhizogenèse adventive... (figure n° 4). La liste n'est pas limitative (Bonga, 1982; Franclet, 1983), et bien



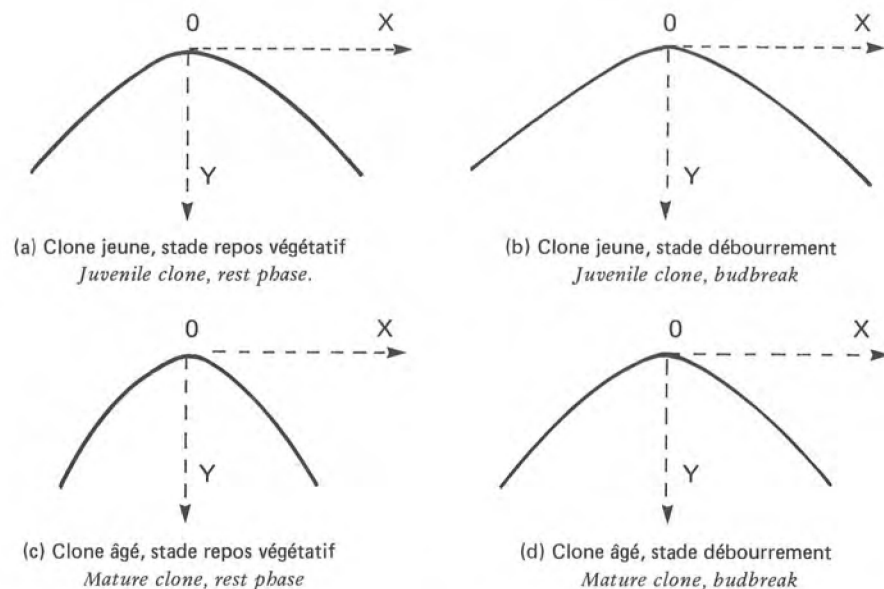


FIGURE N° 3

Influence de l'âge sur la conformation des dômes méristématiques de *Sequoiadendron giganteum* durant le repos végétatif et lors du débourrement (tiré de Monteuiis, 1987a).

Age influence on apical meristem outlines of *Sequoiadendron giganteum* during rest phase and budbreak (drawn from Monteuiis, 1987a).

Les tracés présentés ont été réalisés à partir des régressions suivantes ( $x \geq 0$ ) :

clone jeune, stade repos végétatif (fig. 3a) :  $y = 0,41 \times 1,60$  ( $R^2 = 1$ )

clone jeune, stade débourrement (fig. 3b) :  $y = 0,41 \times 1,34$  ( $R^2 = 0,99$ )

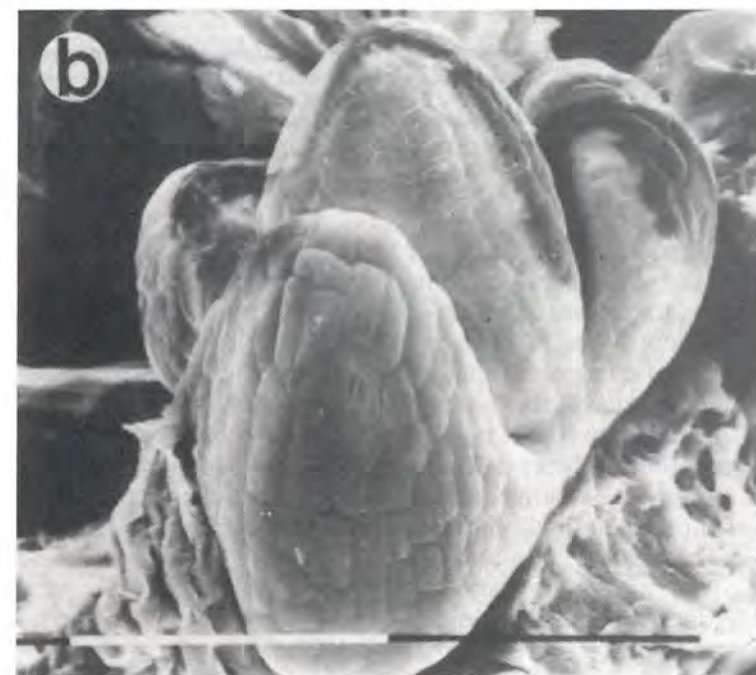
clone âgé, stade repos végétatif (fig. 3c) :  $y = 0,57 \times 1,80$  ( $R^2 = 1$ )

clone âgé, stade débourrement (fig. 3d) :  $y = 0,46 \times 1,51$  ( $R^2 = 0,99$ ).

que de nombreux auteurs se réfèrent essentiellement à l'apparition de l'état florifère pour déterminer l'achèvement de la phase juvénile (Wareing, 1959; Chajlakhyan et al., 1974; Hackett, 1985), plusieurs entorses significatives à ce précepte, dans le cas de néoténie par exemple (Mott, 1981), réfutent tout dogmatisme en la matière et corroborent la remarque selon laquelle l'état juvénile demeure difficile à définir (Robbins, 1957; Leopold et Kriedemann, 1975; Franclet, 1983).

En vertu de cette causalité vis-à-vis de l'organogenèse, l'âge physiologique apparaît comme l'élément déterminant de l'aptitude au clonage.

Dès lors, il paraît judicieux et justifié de s'intéresser aux agents physiologiques censés déterminer ou influencer les manifestations constatées du vieillissement. Plusieurs études ont été entreprises dans cette optique (Moncousin, 1982; Berthon, 1985; Jay-Allemand, 1985; Verschoore-Mar-touzet, 1985), et force est de constater que fréquemment, notamment



n° 7 — Méristèmes apicaux caulinaires de *Sequoiadendron giganteum* observés durant le repos végétatif. Le dôme méristématique du clone juvénile (a) est plus évasé que pour le clone âgé (b); échelle : 100  $\mu$ m.

Shoot apical meristems of *Sequoiadendron giganteum* observed during rest phase. The apical dome of the juvenile clone (a) looks wider than the mature clone one (b); scale bar: 100  $\mu$ m.

(extrait de C.R. Acad. Sci. Paris, t.305, série III, pp. 715-720, 1987).

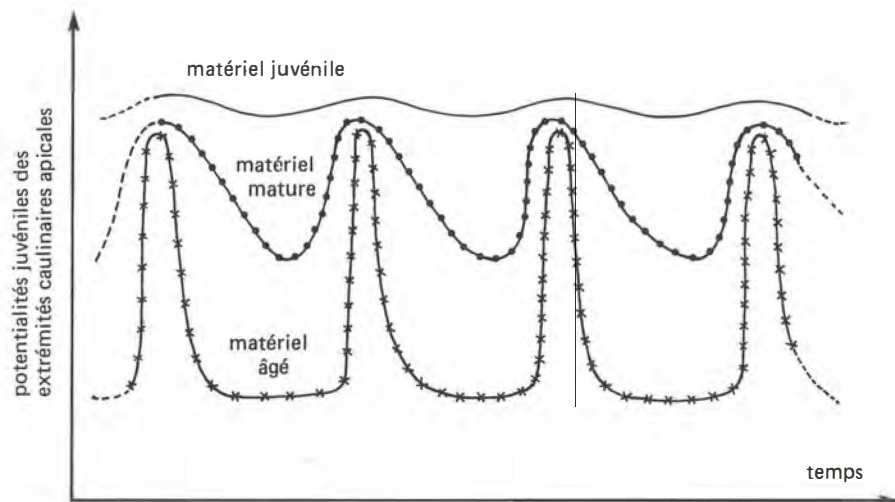


FIGURE N° 4

Interprétation schématique et hypothétique des profils évolutifs en fonction du temps des potentialités juvéniles d'extrémités apicales caulinaires dans le cas de matériels juvéniles, matures et âgés, définis par rapport à leur âge physiologique.

Les variations seraient imputables aux fluctuations d'état physiologique, particulièrement favorable au moment du débourrement (notion de cyclophysie), leur périodicité pouvant varier en fonction des matériels (cas de polycyclisme).

*Schematic and hypothetic interpretation of time evolutive patterns of juvenile potentialities of shoot-tips belonging to juvenile, mature and old materials, as defined by their physiological age. The variations could be due to fluctuations of physiological state, especially favorable at budbreak time (cyclophysis concept), with possible differences in periodicity according to the material (polycyclism).*

en ce qui concerne les espèces arborescentes, les fluctuations spatio-temporelles de la plupart des composés analysés réfutent leur emploi en tant que véritables marqueurs de l'âge physiologique, les variations observées à l'intérieur d'une même classe d'âge masquant les différences entre matériels jeunes et âgés caractérisés (Monteuuis et al., 1987; Monteuuis, 1988; Bon et al., 1988). Il est important d'insister sur ce problème préoccupant susceptible de perturber, voire de compromettre toute tentative de caractérisation de l'état de maturité du matériel considéré. De ce fait, il paraît nécessaire de faire preuve de discernement dans le choix des composés susceptibles de présenter un intérêt, dans la mesure où bon nombre d'entre eux se révèlent être plus des témoins d'un certain état physiologique fluctuant au sein du matériel d'étude envisagé, que des marqueurs véritables de l'âge physiologique (Berthon, 1985; Jay-Allemand, 1985; Verschoore-Martouzet, 1985; de Champs, 1987; Bon et al., 1988).

Certaines approches expérimentales, basées notamment sur la prise en considération de plusieurs composés simultanément et de leur rapports, s'avèrent néanmoins particulièrement intéressantes et incitent à l'opti-

misme en fonction des espèces (Paton et al., 1970; Cazin et al., 1985; Fouret et al., 1986; Haymann et al., 1986; Raviv et al., 1987).

Récemment, dans des apex de *Sequoiadendron giganteum*, Bon (1988b) a mis en évidence l'existence d'un polypeptide membranaire — la protéine «J 16» — dont la concentration demeure très étroitement corrélée à l'aptitude à la multiplication végétative du matériel considéré, quel que soit son génotype. Objectivement, ce marqueur protéique, suffisamment stable pour ne pas être affecté outre mesure par les variations aussi fréquentes qu'inopinées d'état physiologique, paraît être un excellent marqueur de l'âge physiologique.



8.1



#### 4. vieillissement et clonage conforme : limites et promesses des méristèmes primaires

##### 41 - OBSERVATIONS CONCRÈTES

L'intérêt de divers traitements et manipulations est reconnu pour contrecarrer, ou du moins différer le processus de vieillissement qui affecte l'aptitude au clonage conforme du matériel sélectionné au cours du temps. Quelques cas de rajeunissement ont même été rapportés. Lesdites techniques sont très fortement inspirées des pratiques horticoles telles que : taille ou recépage plus ou moins sévères des pieds-mères, greffage sur de jeunes porte-greffes, bouturages ou greffages successifs « en cascade », ... (Franclet, 1977; Copes, 1983; St-Clair et al., 1985). Les résultats sont plus ou moins probants selon les espèces, mais quelle que soit la technique considérée, il est révélateur de remarquer qu'elle tend à préserver un certain équilibre entre l'appareil caulinaire et l'appareil racinaire, et plus précisément, à limiter le développement de la partie aérienne par rapport aux racines. De telles pratiques reflètent l'importance des aspects physiologiques précédemment évoqués, et notamment de l'influence racinaire, en concordance avec les idées de Doorenbos (1965) et de Borchert (1976). En effet, les phénomènes de vieillissement pourraient être interprétés en termes de systèmes corrélatifs, en considérant l'appareil racinaire en tant que « source » de métabolites et autres substances endogènes, et les méristèmes en tant que « puits »

de haut en bas :

n° 8/1.2 : Influence de la nature de la source azotée (nitrique n° 811, ammoniacale n° 812) sur la morphologie foliaire d'un clone de *Sequoiadendron giganteum*.

*Influence of the nature of nitrogenous medium supply (nitric n° 811, ammoniacal n° 812) on the foliar morphology of a Sequoiadendron giganteum clone.*

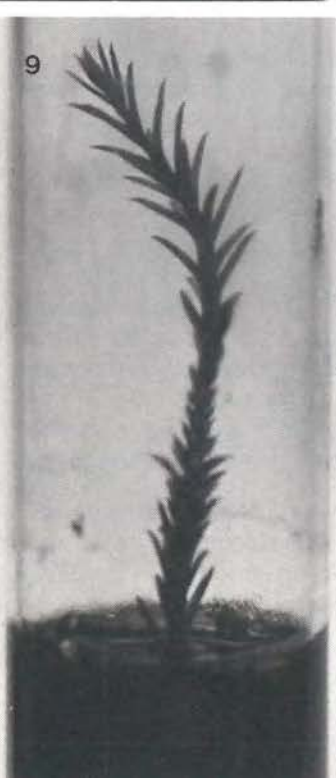
n° 9 : Changements de phase morphologique au cours de la croissance d'une microbouture de *Sequoiadendron giganteum*.

*Morphological phase change during growth of Sequoiadendron giganteum microcutting.*

8.2



9



n° 10. Changements de phases morphologiques chez *Sequoia sempervirens* en relation avec l'activité de croissance, illustrant le phénomène de cyclophysie et la théorie de Krenke (1940).

*Morphological phase change in Sequoia sempervirens in relation with the shoot growth activity, as an illustration of the cyclophysis phenomenon and of the Krenke's theory (1940).*

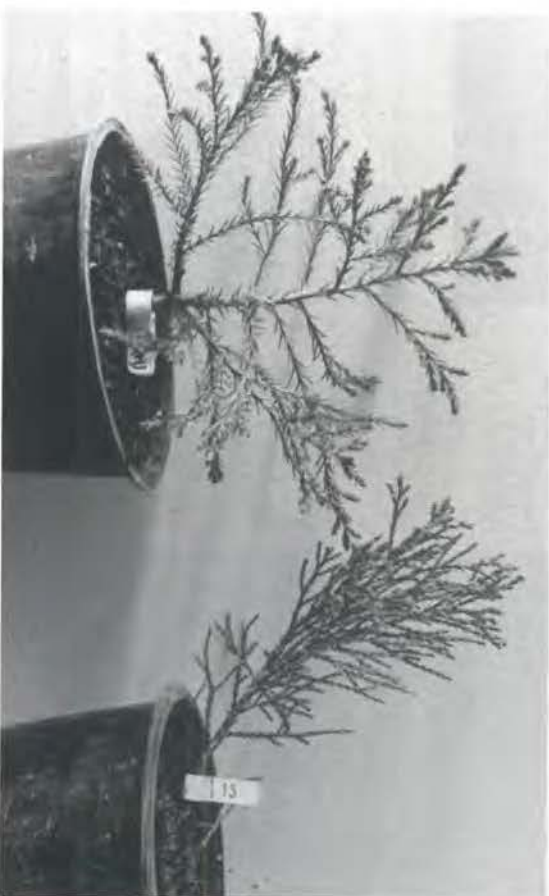
consommateurs. La culture *in vitro* peut se concevoir schématiquement sous le même angle, le milieu de culture nutritif synthétique faisant office de « source » au bénéfice des méristèmes — « puits » — des explants. Plus concrètement, le suivi d'un clone de séquoia géant centenaire par subcultures de microboutures nous a permis d'apprécier l'influence de la composition du milieu de culture — essentiellement du point de vue des macroéléments minéraux (azote) — sur des modifications remarquables de morphologie foliaire dans le sens des formes juvéniles (Monteuuis, 1988). Ces rajeunissements morphologiques, constatés

de façon plus ou moins prononcée selon les explants, s'expriment surtout au démarrage de la croissance pour s'atténuer progressivement au cours de l'allongement ultérieur de la pousse. Ce « changement de phase », observé en conditions d'environnement stabilisé *in vitro*, corrobore les observations similaires effectuées *in situ* : sur certaines espèces, la reprise de croissance du début de printemps peut s'accompagner d'un rajeunissement morphologique brutal qui tend à s'estomper avec l'allongement de l'unité de morphogenèse considérée (voir figure n° 9, Krenke, 1940; Franclet, 1983). Le phénomène est particulièrement perceptible sur les plantes hétéroblastiques ou présentant un dimorphisme foliaire entre formes juvéniles et adultes (Doorenbos, 1965; Kozlowski, 1971).

De telles manifestations incitent tout naturellement à rechercher l'origine des phénomènes de changement de phase au sein des extrémités caulinaires. Les investigations pluridisciplinaires menées en ce sens sur *Sequoiadendron giganteum* (Bon, 1988a; Monteuuis, 1988) convergent pour confirmer que, durant une période fugace correspondant au débourrement, les extrémités apicales d'arbres âgés sont susceptibles de révéler des potentialités caractéristiques de jeunes individus. Ceci a pu être vérifié à la fois d'un point de vue physiologique, biochimique, histocytologique, organogénique et morphogénétique.

Mais le résultat réellement démonstratif demeure le véritable rajeunissement d'un séquoia géant centenaire, à partir d'un méristème prélevé au moment du débourrement (Monteuuis, 1988). La lignée rajeunie ainsi obtenue exprime, aussi bien *in vitro* qu'en conditions *ex-vitro*, les mêmes aptitudes et caractéristiques que le clone juvénile témoin, tant sur le plan

des capacités organogènes que morphologiques (voir photo n° 11). Ainsi, le matériel rameuni révèle une propension à la rhizogenèse adventive identique aux témoins juvéniles et réagit positivement au marqueur de juvénilité « J 16 » (Bon, 1988b), contrairement au matériel centenaire originel totalement inerte dont il est issu.



n° 11 : Rameunissement d'un séquoia géant (*Sequoiadendron giganteum*) centenaire à partir de culture *in vitro* de méristèmes (à gauche : forme rameunie enracinée; à droite : forme mature greffée du même clone initialement totalement inapte à la rhizogenèse adventive). On notera la différence très marquée de port et de morphologie foliaire.

n° 11 : Rejuvenation of a 100-year-old giant sequoia from meristem culture *in vitro* (on the left: rooted rejuvenated form; on the right: mature grafted form of the same clone proved to be totally recalcitrant against adventitious rooting). See the very marked difference of habit and foliar morphology.

## 42 - ESSAI D'INTERPRÉTATION

L'ensemble de ces différents éléments corroborent l'interprétation tout à fait pertinente de Krenke (1940), reprise par Franclet (1983), des phénomènes de vieillissement des végétaux ligneux. Selon ces auteurs, les potentialités juvéniles initiales de la plante deviendraient, au cours de son développement ontogénique en fonction du temps — notion d'âge chronologique — de plus en plus restreintes dans l'espace, présentant le maximum d'intensité au moment du débordement dans les extrémités apicales des tiges. Cette conception d'un vieillissement séquentiel à l'échelon de chaque unité de morphogenèse successive perpétue par là même de façon cyclique — notion de cyclophysie (Schaffalitzky de Muckadell, 1959) — l'existence de foyers virtuels de juvénilité circonscrits à terme aux méristèmes primaires. C'est à travers cet aspect réitératif que l'interprétation de Krenke diffère de celle plus globalisante de Passecker (1947) d'un vieillissement graduel irréversible à l'échelle de la plante. Ces deux conceptions, établies

FIGURE N° 5

Représentation schématique des deux concepts du phénomène de maturation en fonction du développement ontogénétique  
Schematic illustration of the two maturation concepts related to the ontogenetical development

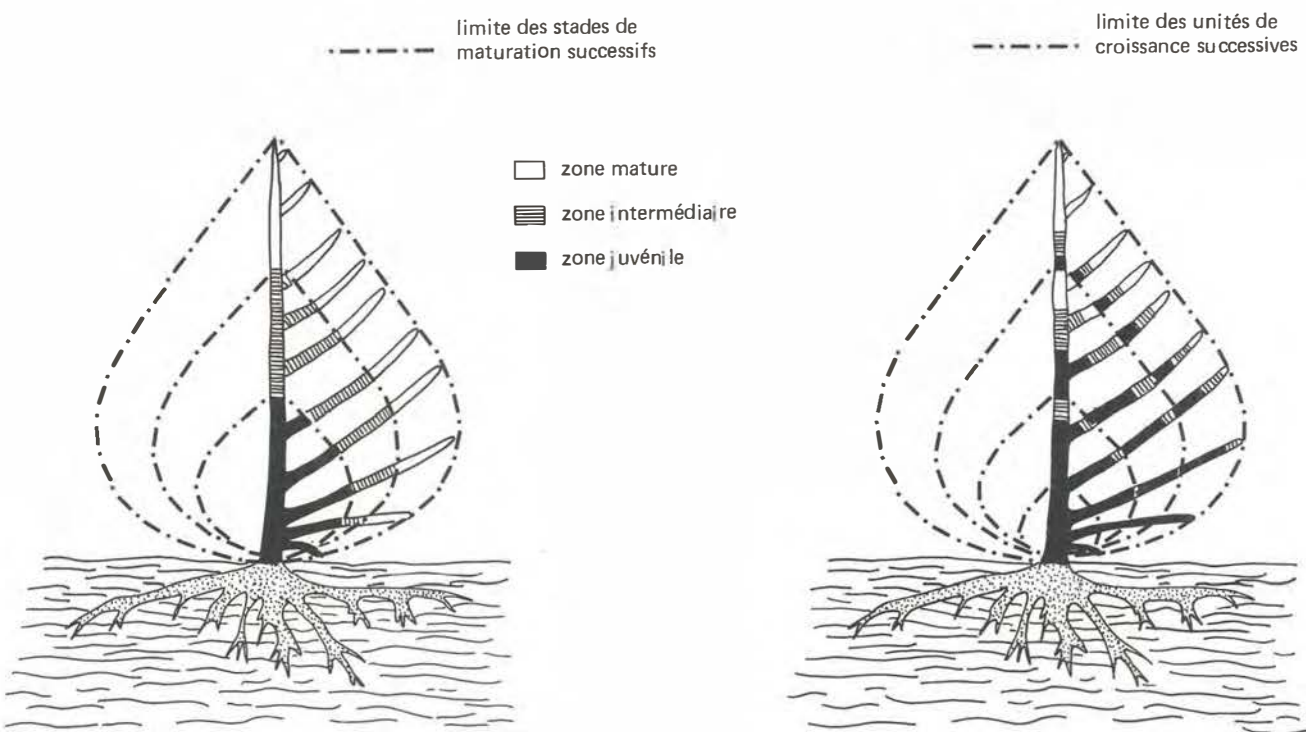


figure n° 5a : Concept de Passecker (1947) attaché au caractère irréversible du processus de maturation en fonction du développement ontogénétique.

Passecker's concept of irreversible maturation process related to the ontogenetical development.

figure n° 5b : Concept de Krenke (1940), repris par Franclet (1983), du phénomène de maturation selon un mode réitératif en fonction des unités de croissance successives au cours du développement ontogénétique.

Reiterative concept of maturation process relative to the successive shoot flushes during the ontogenetical development, after Krenke (1940), then Franclet (1983).



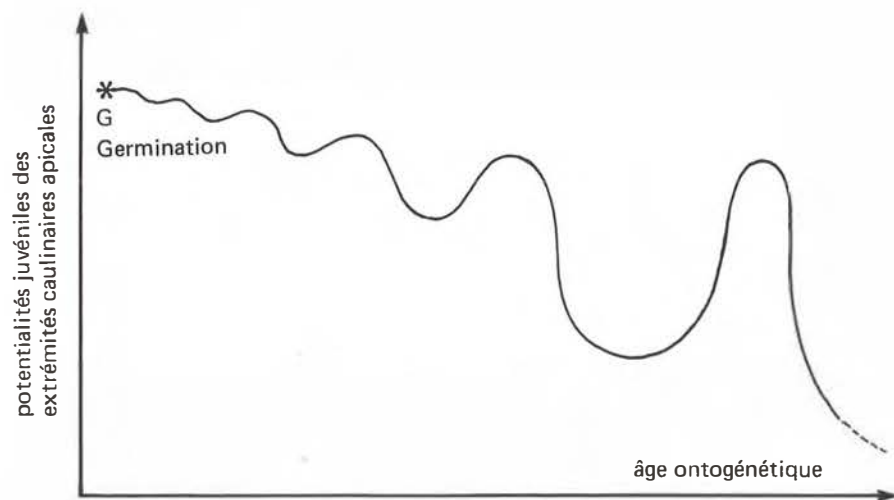


FIGURE N° 6

Interprétation schématique du profil évolutif des potentialités juvéniles au sein des extrémités caulinaires apicales, en fonction de leur âge ontogénétique; il semble légitime de prétendre que ces potentialités juvéniles sont étroitement dépendantes de l'âge physiologique (voir texte) et diminuent lorsque ce dernier augmente.

*Schematic interpretation of the juvenile status evolutive pattern of shoot tips according to their increasing ontogenetical ageing. It seems rational to presume that these juvenile potentialities are closely dependent on the physiological ageing (see text) and would be negatively influenced when this latter increases.*

à partir d'observations morphologiques, sont schématisées figure n° 5. Il convient de remarquer que, dans les deux cas, le processus est d'autant plus marqué que le système caulinare est développé, autrement dit que les méristèmes primaires édificateurs s'éloignent du pôle racinaire pourvoyeur de métabolites. Nous proposons, à travers la figure n° 6, une interprétation schématisée du phénomène, inspirée des idées de Krenke. Au cours du vieillissement ontogénétique naturel, les potentialités juvéniles deviendraient de plus en plus circonscrites au sein des références spatio-temporelles précédemment évoquées, à savoir : les méristèmes primaires et la période du débourrement. En termes de probabilité, cela pourrait expliquer les trop nombreux échecs de la culture de méristèmes d'arbres âgés en vue du clonage conforme, dans les limites techniques imparties. Mais il convient de signaler que, dans certains cas, le méristème n'a pas besoin d'être artificiellement prélevé et isolé en conditions favorables de croissance pour extérioriser ses potentialités juvéniles intrinsèques; ainsi, Edelin (1987) a pu observer chez certaines espèces tropicales des véritables «retours en arrière ontogénétiques» donnant lieu, au sein du houppier d'arbres âgés, à de nouvelles pousses présentant les caractéristiques morphologiques des premiers stades de l'ontogenèse. Ces «réitérations ontogénétiques» selon l'appellation consacrée (Edelin, 1987), totales ou partielles (voir photo n° 12) constituent des arguments majeurs supplémentaires en faveur de la résurgence d'un état juvénile au sein des méristèmes primaires correspondant à chaque débourrement. Le fait que ces potentialités

juvéniles ne puissent, la plupart du temps, s'exprimer morphologiquement et demeurent visuellement imperceptibles, est vraisemblablement imputable à l'influence inhibitrice de systèmes corrélatifs répressifs agissant à courtes distances. De telles rétro-inhibitions seraient également responsables des modes de croissance plagiotropes auto-maintenus associés au phénomène de topophysie (Nozeran et Rossignol-Rancilhon, 1977; Nozeran, 1980, 1986).



n° 12 : Exemple de «réitération ontogénétique partielle», ou «retour en arrière» morphologique chez eucalyptus. Le phénomène est particulièrement visible chez ce type d'espèces à dimorphisme foliaire entre formes de jeunesse et formes matures.

*Example of "partial ontogenetic reiteration", or natural morphological "reversion" in Eucalyptus. This phenomenon is especially remarkable in this type of species exhibiting foliar dimorphism between juvenile and mature forms.*

## 5. conclusions et perspectives

Objectivement, l'interprétation du vieillissement proposée par Krenke, puis Franclet (1983), séduit à travers sa rationalité et sa cohérence confirmées par les résultats concrets particulièrement démonstratifs auxquels nous avons fait allusion. Le modèle proposé synthétise les différentes notions présentées du concept de vieillissement des plantes ligneuses, en accordant fondamentalement la primauté aux aspects physiologiques par rapport aux considérations d'ordre chronologique et ontogénétique. Cette opinion est illustrée notamment par l'influence bénéfique attribuée à l'appareil racinaire, et en reconnaissant aux phénomènes de cyclophysie réitérés associés aux changements de phases séquentiels une origine physiologique. La figure n° 7 récapitule ces principales notions.

Sur *Sequoiadendron giganteum* (Monteuuis, 1988), seule la culture de méristèmes prélevés au stade débourrement a permis d'obtenir une lignée cycloclonale véritablement rajeunie permettant le clonage conforme de l'ortet d'origine centenaire. L'ensemble des diverses autres techniques de multiplication végétative testées, que ce soit en conditions horticoles — bouturage, marcottage, greffage — ou *in vitro* — subcultures de microboutures, microgreffage —, n'ont pas abouti au résultat escompté. Les «retours en arrière» morphologiques observés dans certains cas s'avèrent beaucoup trop fugaces et instables pour présenter un quelconque intérêt pratique et pouvoir être considérés comme des rajeunissements véritables au même titre que la lignée cycloclonale signalée. Dans ce dernier cas, l'analogie avec le témoin juvénile, que ce soit dès les premières réactions en culture *in vitro* en l'absence de substances de croissance exogènes, ou ultérieurement, en conditions *in vivo*, argue de l'origine intime, au sein même du méristème organogène considéré, du statut juvénile. Par contraste, le caractère éphémère de bon nombre de rajeunissements apparents consécutivement à une opération de mobilisation (Monteuuis, 1985; 1987b) résulterait d'un simple transfert de substances à effet rajeunissant émanant de la nouvelle «source». La différence est fondamentale.

D'un point de vue appliqué, le tour de main du multiplicateur consisterait donc à prélever, au stade physiologique le plus opportun, le massif méristématique présentant intrinsèquement le maximum de potentialités juvéniles, pour le soustraire d'un ensemble corrélatif naturellement inhibiteur au sein de l'ortet âgé. La miniaturisation des explants apparaît de ce fait comme une condition nécessaire, mais non suffisante — en raison des phénomènes de cyclophysie — pour obtenir le rajeunissement débouchant indubitablement sur le clonage conforme d'arbres âgés (Nozeran, 1978, 1985, 1986).

En vertu des arguments développés précédemment, les méristèmes primaires constituent des foyers de prédilection pour parvenir à de telles fins avec le maximum de garanties de conformité et de salubrité. Conjointement, nous développons actuellement au laboratoire Afocel du Domaine de l'Étançon des techniques biochimiques fines qui devraient permettre de mieux définir l'aptitude au clonage des méristèmes, en renseignant à la fois sur les aspects génétiques et physiologiques individuels (Bon, sous-presse). Plus précisément, l'avènement de marqueurs biochimiques du degré de juvénilité, à l'image de la protéine "J 16", laisse entrevoir la possibilité de circonscrire au sein de méristèmes d'arbres âgés les territoires cellulaires les plus juvéniles, en caressant l'espoir, comme étape ultime, de régénérer des embryons somatiques, ce qui indéniablement constituerait la plus belle preuve de rajeunissement.

## BIBLIOGRAPHIE

- BARNEOUD C., BONDUELLE P., DUBOIS J.M. (1982)  
« Manuel de Populiculture »  
*Afocel*, 319 p.
- BERTHON J.Y. (1985)  
« Étude d'un marqueur biochimique de la rhizogenèse de *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz cultivé *in vitro* »  
*Mémoire de D.E.A. de l'Université de Clermont II*, 52 p.
- BON M.C., (1988 a).  
« Aspects biochimiques du clonage de séquoias géants jeunes et âgés »  
*Thèse de Doctorat de Clermont-Ferrand II, France*, 150 p.
- BON M.C., (1988 b)  
« "J 16" : an apex protein associated with juvenility of *Sequoiadendron giganteum* »  
*Tree Physiol*, 4, 381-387
- BON M.C., GENDRAUD M., FRANCLLET A., (1988)  
« Roles of phenolic compounds on micropropagation of juvenile and mature clones of *Sequoiadendron giganteum* : influence of activated charcoal »  
*Sci. Hort.*, 34, 283-291
- BONGA J.M., (1982)  
« Vegetative propagation in relation to juvenility, maturity and rejuvenation »  
*Dans : Tissue Culture in Forestry. Bonga J.M. et Durzan D.J. eds, Martinus Nijhoff, Dr W. Junk Publishers, The Hague*, 387-412
- BORCHERT R. (1976)  
« The concept of juvenility in woody plants »  
*Acta Hort.*, 56, 21-36



- BURDON R.D. (1982)  
« The roles and optimal phase of vegetative propagation in tree breeding strategies »  
*Proc. of the IUFRO joint meeting of working parties on genetics about breeding strategies including multiclinal varieties, Sensenstein, Staufenberg-Escherode, R.F.A., 66-83*
- BURDON R.D., SHELBOURNE C.J.A. (1974)  
« Use of the vegetative propagules for obtaining genetic information »  
*N.Z.J. For. Sci., 4, (2) 418-425.*
- BUVAT R. (1955)  
« Le méristème apical de la tige »  
*Ann. Biol., 31, 596-656*
- CAMEFORT H. (1956)  
« Étude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnospermes »  
*Ann. Sci. Nat. Bot., 17, 1-185*
- CAZIN C., JONARD R., ALLAIN P., PELLECUER J. (1985)  
« L'évolution de la composition des huiles essentielles chez divers chémotypes de Sariette des montagnes (*Satureia montana* L.) obtenus par l'isolement *in vitro* des apex »  
*C.R. Acad. Sc., Paris, 300, III, 237-240*
- CHAJLAKHYAN M. KH., PODOL'NYJ V.Z., BAVRINA T.V. (1974)  
« Particularités physiologiques des plantes juvéniles et régulation du caractère juvénile »  
*Uspekhi Sovremennoj biologii, 77, 106-116*
- CHAMPS E. de (1987)  
« Étude de l'utilisation possible du rapport K/Ca comme marqueur de juvénilité »  
*Annales Afocel 1986, 133-157*
- CHAPERON H. (1979)  
« Maturation et bouturage des arbres forestiers »  
*Dans : Micropropagation d'arbres forestiers, Afocel, Études et Recherches, 12, 19-31*
- CLOWES F.A.L., (1961)  
« Apical meristems »  
*Adlard and son eds, Ltd, Bartolomew Press, Dorking, 156 p.*
- COPESS D.L., (1983)  
« Effects of annual crown pruning and serial propagation on rooting of stem cuttings from Douglas-fir »  
*Can. J. For. Res., 13, 419-424*
- DAVID A., THOMAS M.J. (1979)  
« Organogenèse et multiplication végétative *in vitro* chez les gymnospermes »  
*Ann. Biol., 18, (9-10), 381-416*
- DAVID A., DAVID H., FAYE M. (1983)  
« Organogenèse chez les gymnospermes : application à la multiplication végétative »  
*Bull. Soc. bot. Fr., 130, Actualités bot., (2), 69-78*

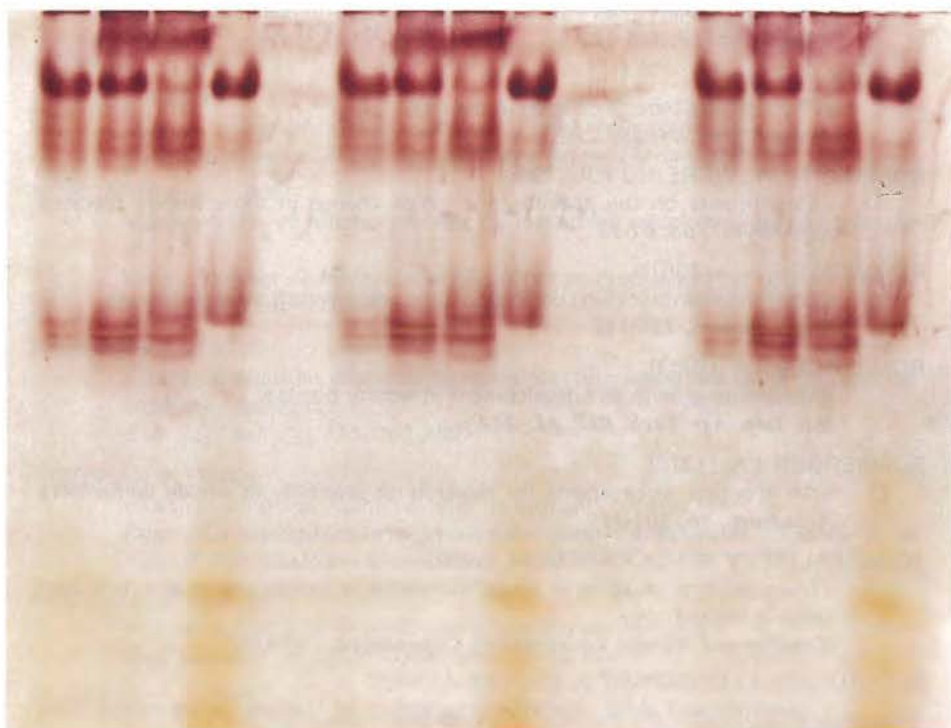
- DOORENBOS J. (1965)  
« Juvenile and adult phases in woody plants »  
*Encycl. Plant. Physiol., 15, (1), 1222-1235*
- DURZAN D.J. (1984)  
« Special problems: Adults vs. Juvenile Explants »  
*Dans : Handbook of plant cell culture Sharp W.R., Evans D.A., Ammirato P.V. et Yamada Y. eds, Macmillan Publishing Company, New-York, 471-503.*
- EDELIN C. (1987)  
Exposé sur le thème « Phénomènes de réitération chez les végétaux ligneux »  
*Groupe de l'arbre, Grenoble, France, 24-25 septembre 1987*
- FINK S. (1986)  
« Anatomical aspects of regenerative bud development on the shoots of some temperate and tropical trees »  
*Naturalia monspeliensa, Colloque international sur l'arbre 1985, 35-45*
- FORTANIER E.J., JONKERS H. (1976)  
« Juvenility and maturity of plants influenced by their ontogenetical and physiological ageing »  
*Acta Hort., 56, 37-44*
- FOURET Y., ARNAUD Y., MALDINEY R., SOTTA B., MIGINIAC E. (1986)  
« Relation entre rhizogenèse et teneur en auxine et acide abscissique chez trois clones de *Sequoia sempervirens* issus d'arbres d'âge différent »  
*C.R. Acad. Sc., Paris, 303, III, 135-138*
- FRANCKET A. (1977)  
« Manipulation des pieds-mères et amélioration de la qualité des boutures »  
*Afocel, Études et Recherches, 12, 20 p.*
- FRANCKET A. (1978)  
« Récents progrès du bouturage des arbres forestiers »  
*Afocel-Armef Informations-Forêt, 99, (1), 23-34*
- FRANCKET A. (1981)  
« Rajeunissement et propagation végétative des ligneux »  
*Annales Afocel 1980, 11-40*
- FRANCKET A. (1983)  
« Rejuvenation: Theory and practical experiences in clonal silviculture. Dans : Clonal Forestry: its impact on tree improvement and our future forests. XIXth Meeting of the Canadian Tree Improvement Association, 22-26/8/1983, Toronto, 96-134
- GIFFORD E.M., CORSON G.E. (1971)  
« The shoot apex in seed plants »  
*Bot. Rev. 37, (2), 143-229*
- HACKETT W.P. (1983)  
« Phase change and intra-clonal variability »  
*Hort. Science, 18, (6), 12-16*
- HACKETT W.P. (1985)  
« Juvenility, maturation and rejuvenation in woody plants »  
*Hort. Rev. 7, 109-155*

- HACKETT W.P. (1987)  
« Donor plant maturation and adventitious root formation »  
*Manuscrit, University of Minnesota, USA, 44 p.*
- HALLE F., OLDEMAN R.A.A. (1970)  
« Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux »  
*Masson, Paris, 178 p.*
- HARTMANN H.T., KESTER D.E. (1975)  
« Plant propagation. Principles and practices »  
*Prentice Hall, inc. Englewood cliffs, New Jersey, 662 p.*
- HAYMANN A.R., PERRY N.B., WEAVERS R.T. (1986)  
« Juvenile - adult chemical dimorphism in foliage of *Dacrydium biforme* »  
*Phytochemistry, 25, 649-653*
- HEUSER C.W. (1976)  
« Juvenility and rooting cofactors »  
*Acta Hort., 56, 251-261*
- HOOD J.V., LIBBY W.J. (1978)  
« Continuing effects of maturation state in radiata pine and a general maturation model »  
*Dans : Propagation of higher plants through tissue culture. Proc. Int. Symp., University of Tennessee, Knoxville, 16-19/4/1978, 220-282*
- JAY-ALLEMAND C. (1985)  
« Les marqueurs biochimiques de la juvénilité chez le noyer (*Juglans nigra* et *Juglans nigra* x *Juglans regia*) »  
*Thèse de Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 278 p.*
- KAZARJAN (1969)  
« Le vieillissement des plantes supérieures »  
*Edit. Nauka, Moscou, 275 p.*
- KLEINSCHMIT J. (1974)  
« A programme for large - scale cutting propagation of Norway spruce »  
*N.Z.J. For. Sci., 4, (2), 359-366*
- KLEINSCHMIT J. (1983)  
« Concepts and experiences in clonal plantations of conifers »  
*Dans : Clonal Forestry: its impact on tree improvement and our future forests. XIXth Meeting of the Canadian Tree Improvement Association, 22-26/8/1983, Toronto, 26-56.*
- KOZLOWSKI T.T. (1971)  
« Growth and development of trees »  
*Vol. I. Academic Press, New York, San Francisco, London, 443 p.*
- KREMER A. (1986)  
« Méthodes et stratégies de sélection »  
*« Revue Forestière Française, numéro spécial : Amélioration génétique des arbres forestiers, 89-101*
- KRENKE N.P. (1940)  
« The theory of the cycle of senescence and rejuvenation of plants and its practical application »  
*Plant Breed. Abstr., 15 (181), 1-135*

- LELU M.A., BOULAY M., ARNAUD Y. (1987)  
« Obtention de cals embryogènes à partir de cotylédons de *Picea abies* L. Karst, prélevés sur de jeunes plantes âgées de 3 à 7 jours après germination »  
*C.R. Acad. Sci., Paris, 305, III, 105-109*
- LEOPOLD A.C., KRIEDEMANN P.E. (1975)  
« Juvenility, maturity and senescence »  
*Dans : Plant growth and development. Mc Graw-Hill Book Company, 2nd Ed., 249-269*
- LIBBY W.J. (1974)  
« The use of vegetative propagules in forest genetic and tree improvement »  
*N.Z. J. For. Sci., 4, (2), 440-447*
- LIBBY W.J., RAUTER R.M. (1984)  
« Advantages of clonal forestry »  
*The Forestry Chronicle, June 1984, 145-149*
- MARGARA J. (1982)  
« Bases de la multiplication végétative »  
*INRA Versailles, France, 262 p.*
- MARTIN B. (1976)  
« Le bouturage des arbres forestiers »  
*Revue Forestière Française, 29, (4), 245-262*
- MARTIN B. (1987)  
« Amélioration génétique des eucalyptus tropicaux. Contribution majeure à la foresterie clonale »  
*Thèse de doctorat de l'Université Paris XI, Orsay, 218 p.*
- MONCOUSIN C. (1982)  
« Contribution à la caractérisation biochimique et physiologique de la phase juvénile de l'artichaud (*Cyrana scolymus* L.) au cours de sa multiplication végétative conforme et accélérée en culture *in vitro* »  
*Thèse de doctorat de l'Université Paris XI, Orsay, 209 p.*
- MONTEUUIS O. (1985)  
« La multiplication végétative du séquoia géant en vue du clonage »  
*Annales Afocel 1984, 139-171*
- MONTEUUIS O. (1987 a)  
« Profils méristématiques de sequoias géants (*Sequoiadendron giganteum* Buchholz) jeunes et âgés durant les stades de repos végétatif et de débourrement »  
*C.R. Acad. Sc. Paris, 305, (III), 715-720*
- MONTEUUIS O. (1987 b)  
« Microgreffage du séquoia géant »  
*Annales Afocel 1986, 39-61*
- MONTEUUIS O. (1988)  
« Aspects du clonage de séquoias géants jeunes et âgés »  
*Thèse de Doctorat de l'Université Clermont-Ferrand II, France, 190 p.*
- MONTEUUIS O., BAILLY A. (1987)  
« Le bouturage des cyprès »  
*Afocel-Armef Informations-Forêt, 313, 41-50*



- MONTEUUIS O., BON M.C., BERTHON J.Y. (1987)  
« Micropropagation aspects of *Sequoiadendron giganteum* juvenile and mature clones »  
*Acta Hort.*, 212, 489-497
- MORGENSTERN E.K., NICHOLSON J.M., PARK Y.S. (1984)  
« Clonal selection in *Larix laricina*. Effects of age, clone and season on rooting of cuttings »  
*Silv. Genet.*, 33, 155-160
- MOTT R.L. (1981)  
« Trees »  
*Dans : Cloning agricultural plants via in vitro techniques.*  
Conger B.V. eds, C.R.C. Press, Inc. Boca Raton, Florida, 217-247
- NOUGAREDE A. (1965)  
« Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. »  
*Dans : Travaux de biologie végétale dédiés au Professeur PLANTEFOL*, Masson et Cie Eds, Paris, 171-340
- NOZERAN R. (1978)  
« Réflexions sur les enchaînements de fonctionnement au cours du cycle des végétaux supérieurs »  
*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 125, 263-280
- NOZERAN R. (1980)  
« La multiplication végétative chez les végétaux supérieurs »  
*Dans : La multiplication végétative des plantes supérieures.* Chaussat R. et Bigot C. eds, Gauthiers-Villars, Paris, 1-129
- NOZERAN R. (1985)  
« L'expression de la variabilité dans les cultures d'organes »  
*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 132, *Actual. Bot.*, (3/4), 11-21
- NOZERAN R. (1986)  
« Le mouvement morphogénétique spécialement chez les végétaux supérieurs pérennes »  
*Naturalia monspeliensa, Colloque international sur l'arbre 1985*, 415-430
- NOZERAN R., ROSSIGNOL-BANCILHON L. (1977)  
« La multiplication végétative chez les végétaux vasculaires »  
*Soc. Bot. Fr. Coll. Multipl. Végét.*, 124, 59-96
- NOZERAN R., DUCREUX G., ROSSIGNOL-BANCILHON L. (1982)  
« Réflexions sur les problèmes de rajeunissement chez les végétaux »  
*Bull. Soc. Bot. Fr.*, 129, 107-130
- PASSECKER R. (1947)  
« Entwicklungsphasen und vegetativ Vehrmerung holziger Gewächses »  
*Zentbl. ges. Forst. -u. Holzw.*, 70, 270-292. Cité par Franclet, 1977, 1983
- PATON D.M. (1983)  
« Vegetative propagation of adult eucalyptus »  
*Dans : C.R. Coll. Int. sur les eucalyptus résistants au froid, Iufro, Bordeaux, France, 26-30/9/1983*, CSIRO-AFOCEL, 570-586
- PATON D.M., WILING R.R., NICHOLLS W., PRYOR L.D. (1970)  
« Rooting of stem cuttings of eucalyptus: a rooting inhibitor in adult tissue »  
*Aust. J. Bot.*, 18, 175-183
- RAUTER R.M. (1983)  
« Recent advances in vegetative propagation including biological and economic considerations and future potential »  
*Dans : Proc. Iufro Joint meeting of working parties on genetics about breeding strategies including multiclinal varieties.* Escherode, R.F.A., 9/82, 33-57
- RAVIV M., REUVENI O., GOLDSCHMIDT E.E. (1987)  
« The physiological basis for loss of rootability with age in avocado seedlings »  
*Tree Physiol.*, 3, 115-122
- ROBBINS W.J. (1957)  
« Physiological aspects of aging in plants »  
*Amer. J. Bot.*, 44, 289-294
- ROBINSON L.W., WAREING P.F. (1969)  
« Experiments on the juvenile-adult phase change in some woody species »  
*New Phytol.*, 68, 67-78
- ROHMEDER E. von (1957)  
« Alterphasenentwicklung der Waldbäume und Forstpflanzenzüchtung »  
*Silv. Genet.*, 6, 136-142
- ROMBERGER J.A. (1963)  
« Meristems: growth and development in woody plants »  
*U.S. Dep. Agr. Tech. Bull. ed.*, 214 p.
- ROMBERGER J.A. (1976)  
« An appraisal of prospects for research on juvenility in woody perennials »  
*Acta Hort.*, 56, 301-317
- SCHAFFALITZKY de MUCKADELL M. (1959)  
« Investigations on aging of apical meristems in woody plants and its importance in silviculture »  
*Kandrup and Wunsch's Bojtrykkeri, Copenhagen*, 307-455
- St-CLAIR J.B., KLEINSCHMIT J., SVOLBA J. (1985)  
« Juvenility and serial vegetative propagation of Norway spruce clones *Picea abies* (Karst.) »  
*Silv. Genet.*, 34, 42-48
- TODA R. (1974)  
« Vegetative propagation in relation to japanese forest tree improvement »  
*N.Z.J. For. Sci.*, 4, (2), 410-417
- TRAN THANH VAN K.M. (1981)  
« Control of morphogenesis in *in vitro* cultures »  
*Ann. Rev. Plant Physiol.*, 32, 291-311
- VERSCHOORE-MARTOUZET B. (1985)  
« Étude de la variation topophysique au cours du clonage de *Sequoia sempervirens* (Endlicher) »  
*Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VI*, 146 p.
- WAREING P.F. (1959)  
« Problems of juvenility and flowering in trees »  
*Journal of the Linnean Society of London*, 56, 282-289
- ZOBEL B., TALBERT J. (1984)  
« Applied Forest Tree Improvement »  
*John Wiley and Sons eds, New York*, 505 p.



Trois répétitions concernant l'identification de quatre clones différents hybrides d'Eucalyptus urophylla x grandis, par la technique d'électrophorèse isoenzymatique : méthode des phosphatases acides.

*Three repetitions for the identification of four hybrids of Eucalyptus urophylla x grandis by isoenzymatic electrophoresis: method of the acid phosphatases.*

## A PROPOS DES MARQUEURS BIOCHIMIQUES DE JUVÉNILITÉ

— REVUE BIBLIOGRAPHIQUE —

BON Marie-Claude

*micro 13*

*Class. Oxford 165 : 160*

### SOMMAIRE

<i>Résumé</i> . . . . .	42
<i>Abstract</i> . . . . .	42
<i>Zusammenfassung</i> . . . . .	42
<b>1. introduction</b> . . . . .	43
<b>2. marqueurs métaboliques</b> . . . . .	43
21 - régulateurs de croissance . . . . .	43
22 - éléments minéraux . . . . .	44
23 - métabolites secondaires . . . . .	44
24 - composants pariétaux . . . . .	45
25 - marqueurs enzymatiques . . . . .	45
<b>3. marqueurs au niveau du génome et de son expression</b> . . . . .	46
<b>4. conclusions</b> . . . . .	48
Bibliographie . . . . .	50